Stapfia 10	235 — 241	30.11.1982

DIE ENTWICKLUNG DER FLORA DER ANTILLEN IM LICHTE DER KONTINENTALVERSCHIEBUNGSTHEORIE

A. Borhidi,
Botanisches Institut der Ungarischen Akademie der Wissenschaften, Vácrátót

Wenn wir des Lebenswerkes von Alfred WEGENER gedenken, kann den Botaniker sogar aus zwei Gründen das angenehme Gefühl der Zufriedenheit erfüllen. Zuerst deshalb, weil in unseren Tagen die vielumstrittene geniale Kontinentalverschiebungstheorie von WEGENER in der modernen Plattentektonik wiederum siegreich zu neuem Leben erstanden ist und eine bemerkenswerte Bestätigung erhalten hat. Zweitens, weil gerade die Botaniker und Zoologen diejenigen waren, die die Theorie von Alfred WEGENER von ihrer Geburt an hochgeschätzt und unterstützt haben. Die ungarischen Forscher können auch noch deshalb besonders stolz sein, da an der Wiedergeburt der Kontinentalverschiebungstheorie auch die ungarische Geophysik sich intensiv beteiligte, als in den fünfziger Jahren das von Prof. László EGYED ausgearbeitete Erdexpansionskonzept die Theorie von WEGENER in das Reflektorlicht der geophysikalischen Forschungen stellte.

Die Ergebnisse der modernen Plattentektonik haben auch der Florenentwicklungsgeschichte einen neuen Schwung gegeben. Eine ganze Reihe von neuen kühnen Vorstellungen über die Entwicklung und Migration der uralten Floren, über den Verbreitungsprozeß der Gondwana-Elemente usw. hat das Tageslicht erblickt. Gleichzeitig haben sich aber auch die Diskussionen nicht gelegt. Die Zahl von hochangesehenen Biologen — z.B. in der Botanik THORNE und VAN STEENIS — ist nicht gering, die einen konservativen Standpunkt einnehmen und meinen, daß sich zum Verstehen der gegenwärtigen Lage der Floren die Annahme über die Gliederung und Verschiebung der Kontinente völlig erübrigt. Nach VAN STEENIS kann die Flora von Indonesien und Ozeanien durch die von der Transgression der Ozeane seitdem bedeckten einstigen Landbrücken von dem asiatischen Kontinent unmittelbar abgeleitet werden. Und doch scheint es, daß die Mehrheit der Botaniker, die von den Ergebnissen der Plattentektonik gebotenen theoretischen Möglichkeiten in Anspruch nehmen möchte.

Im weiteren möchte ich kurz vorführen, wie sich unsere Vorstellung über die Entstehungsgeschichte der Flora der Antillen im Spiegel der Plattentektonik modifiziert hat.

Es muß vorausgeschickt werden, daß die Zahl der von den Antillen bekannten und aufgearbeiteten fossilen Pflanzenreste verschwindend gering ist. Aus diesen ist es also nicht möglich, selbst eine nur grob entworfene florengeschichtliche Skizze zu umreißen. Unsere Schlüsse müssen sich daher überwiegend auf die Kenntnis der rezenten Flora und auf ihre Zusammenhänge stützen. Diese Kenntnisse sind mit den sich in der Vergangenheit abgespielten geologischen und paläoklimatologischen Ereignissen in eine logische Verbindung zu bringen.

Gegenwärtig ist die Inselwelt der Antillen zwischen zwei großen Kontinenten eingekeilt und in allen Richtungen bloß von schmalen Meerengen begrenzt und scheint daher irgendwie zum amerikanischen Kontinent zu gehören, als ein Gebiet, das sich erst unlängst vom Kontinent losgetrennt hat. Es gibt amerikanische Botaniker, die auch die Pflanzenwelt der Antillen so betrachten, als würde sie unmittelbar von der kontinentalen Flora abstammen, in der die kontinentalen Arten mit großem Areal mit einigen isolierten endemischen Abarten oder Varietäten vertreten sind.

Dies ist aber nur ein scheinbares Bild. Zu seiner Entstehung trug in großem Maße auch das von SCHUCHERT (1935) entworfene geologische Bild bei, wonach die Antillen in der zweiten Hälfte des Tertiärs durch Landbrücken längere Zeit mit den Halbinseln Yukatan und Honduras in Verbindung gestanden wären. Über diese Landbrücken vermutete man die Migration der amerikanischen Flora nach der westindischen Inselwelt. CORRAL (1940) versuchte mit der Theorie WEGENERs die Antillen als eine von den nördlichen Küsten Süd-Amerikas losgetrennte geologische Einheit zu erklären, seine Konzeption war aber widerspruchsvoll und wurde deshalb abgelehnt.

Die Geologen stimmen heute alle darin überein, daß die Karibik als selbständige tektonische Einheit zu betrachten ist. Nach ISACKS und Mitarbeiter sowie nach MORGAN (1968) wird die Existenz der selbständigen Karibischen Lithosphäre-Tafel allgemein angenommen. Bezüglich der Entstehung und des Charakters der Tafel gehen die Meinungen auseinander. Nach SCHUCHERT (1935), WOODRING (1954), EARDLEY und FURRAZOLA (1971) nimmt das Karibische Meer den Platz eines versunkenen Kontinents ein. H.A. MEYERHOFF (1954), HESS und MAXWELL (1953), WEYL (1966), A.A.MEYERHOFF (1967), DENGO (1968), MOLNÁR und SYKES (1969), MACGILLAVRY (1970) setzen ein permanentes ozeanisches Becken voraus, das von Inselbögen und Geosynklinalen umschlossen wird.

Die meisten dieser Fachmänner (BALL und HARRISON 1969, DENGO 1969, MOLNÁR und SYKES 1969, MACGILLAVRY 1970, MALFAIT und DINKELMAN 1972, MATTSON 1973, ITURRALDE 1975, 1978) erklären die Entwicklung der Karibischen Tafel mit der Kontinentalverschiebung und im allgemeinen mit der Ausdehnung des Ozeangrundes.

Die eindeutige Meinung der erwähnten Autoren ist, daß die Karibische Tafel von ursprünglich essentiellem ozeanischem Charakter war und schließen aus, daß die Antillen vor dem mittleren Miozän unmittelbar mit einem der amerikanischen Kontinente in festländischer Verbindung gestanden wären. Im Oberjura dürfte sich die Karibische Tafel am nordwestlichen Rand des amerafrikanische Superkontinents an der Stelle des heutigen Honduras und Nicaragua, im Pazifischen Ozean bei dem westlichen Eingang des Thetys-Meeres befunden haben. Im Laufe der Kreidezeit, als Süd-Amerika und Afrika sich voneinander getrennt haben, verfiel der südamerikanische Kontinent in stark rotierende Bewegungen, in deren Folge sich die mit der Guyanischen Tafel in Verbindung stehende Karibische Tafel in west-östlicher Richtung in bedeutendem Maße verschob. Die Länge dieser Migration schätzt man etwa auf 800—1200 km und ihr zufolge wurde die Karibische Tafel in das Thetys-Meer gerissen. Vom oberen Eozän nimmt die Entwicklung der Antillen einen Plattform-Charakter an. Nach ITURRALDE hat sich Kuba aus 6 isolierten Schollen entwickelt, Hispaniola ist wahrscheinlich aus 4 Schollen, Jamaica und Porto Rico je aus einer Scholle entstanden. Im oberen Miozän beginnt jene allgemeine vertikale Bewegung, die durch die Erhebung der Cayman- und Nicaragua-Gebirgsketten die Inselwelt mit dem mittelamerikanischen Kontinent verbindet. Im Pliozän geht dieser Prozeß zu Ende und es kommt zur Trennung der Inseln, schließlich erhalten sie im Pleistozän ihre gegenwärtige Form.

Den geologischen Geschehnissen entsprechend, lassen sich auch in der Entwicklungsgeschichte der Flora der Antillen 3 wichtigere Zeitabschnitte unterscheiden. Die erste Periode können wir Plattenphase nennen und wollen hiermit bezeichnen, daß zu dieser Zeit die Karibische Tafel eine selbständige, mit den Kontinenten nicht zusammenhängende Meerplatte war. Dieser Zeitabschnitt dauerte unserer Auffassung nach vom mittleren Jura bis zum oberen Oligozän. Aus dieser Periode lassen sich verhältnismäßig wenig Elemente der Flora ableiten, jedoch sind diese sehr bedeutend. Es ist charakteristisch, daß diese Elemente

meist phylogenetisch uralte Relikte oder über sehr entfernte verwandtschaftliche Verbindungen verfügende endemische Arten oder Sippen taxonomischer Gruppen mit stark disjunkten Arealen sind.

Natürlich finden wir die floristischen Beweise dieser frühen Periode vor allem unter den Kryptogamen. Als ein Beweis können die in den Antillen in großer Artenzahl (17) vorkommenden endemischen Baumfarne angeführt werden, ferner die Tatsache, daß in diesem Gebiet die alte *Schizaeaceae* Familie und innerhalb dieser die *Anemia*-Gattung ein Entwicklungszentrum haben. Besonders beachtenswert sind die neueren bryogeographischen Ergebnisse, die entschieden auf Gondwana-Verbindungen hinweisen. So sind z.B. in der Moosflora Kubas die Lebermoose mit wesentlich größerer Artenzahl vertreten, als die Laubmoose. Diese Zusammensetzung ist entschieden für die Moosfloren der südlichen Hemisphäre charakteristisch. Die neuesten Forschungen von T. PÓCS und D. REYES haben sehr maßgebende bryogeographische Verbindungen zwischen den Lebermoosfloren der Serpentin-Plateaus von Kuba und dem Plateau von Guyana nachgewiesen. Das Guyana-Plateau ist aber das älteste, nachweislich auf Gondwana-Herkunft zurückgehende Tafelgebirge des südamerikanischen Kontinents.

Von den Phanerogamen ist der letzte erhalten gebliebene Vertreter dieser Periode die als lebendes Fossil betrachtete monotypische *Microcycas* Gattung. Die Lage der Karibischen Platte im Stillen Ozean ist nicht nur durch die in den kreidezeitlichen Sedimenten fossil erhaltene pazifische Fauna bewiesen, sondern wird auch durch die nahe Verwandtschaft der aller Wahrscheinlichkeit nach auf gemeinsame Ahnen zurückführbaren pazifischen *Pritchardia* und der auf den Antillen und in Mittelamerika lebenden *Colpothrinax* Palmengattung bestätigt.

PERI-AFROAMERIKATNISCHE GATTUNGEN

Gattungen	Gesamt-Artenzahl	Amerikanische Arten	Afrikanische Arten	Madagassische Arten
Desmanthus /Fabaceae/	22	15	1	6
Echinochlaena /Poaceae/	7	6	—	1
Ocotea /Lauraceae/	400	380	3	18
Oliganthes /Asteraceae/	21	12	—	9
Carpodiptera /Tiliaceae/	6	5	—	1
Oplonia /Acanthaceae/	18	13	—	5
Phenax /Urticaceae/	28	25	—	3
Piriqueta /Turneraceae/	28	24	1	3
Rheedia /Clusiaceae/	50	37	—	13
Ravenala /Musaceae/	2	1	—	1
Savia /Euphorbiaceae/	25	15	1	9

Tabelle 1

In dieselbe Periode müssen wir auch die Entwicklung der eigenartig verbreiteten periafroamerikanischen Elemente setzen.

Tabelle 1 führt solche periafroamerikanische Phanerogamen-Gattungen vor, deren Arten im tropischen Amerika und auf der Insel Madagaskar, ausnahmsweise auch in Ostafrika, vorkommen, jedoch in West- und Mittelafrika fehlen (s. Abb. 1). Laut STEARN dürfte dieser Arealtyp so entstanden sein, daß das im Inneren des afroamerikanischen Superkontinents entstandene, sehr kontinentale Klima und die drastischen Klimaveränderungen zum Aussterben von sehr vielen Taxa führten. Dies hatte eine verhältnismäßig artenarme zentrale Flora zur Folge. Demgegenüber bildete ein großer Teil von Madagaskar, Ostafrika und Südamerika eine breite küstennahe Zone, die mit ihrer Standortvarietät und ihrem aus-

geglichenerem Klima das Überleben vieler Sippen begünstigt und die Entstehung einer sehr artenreichen Pflanzenwelt ermöglicht hat. Unserer Beurteilung nach schloß sich dieser küstennahen Zone außer der Madagassischen Platte auch die Makaronesische und Karibische Platte an.

Neben den angeführten Gattungen zeigt auch die nahe Verwandtschaft von *Dracaena cubensis* in Kuba, *Dracaena draco* in Makaronesien und *Dracaena reflexa* in Madagaskar ähnliche Verbindungen. Ein anderes ähnliches Beispiel liefert die Verbreitung der uralten *Cneoreaceae* Familie, von deren insgesamt nur 3 Arten, eine Art im Küstengebiet des Mittelmeeres, eine auf den Kanarieninseln und eine in Ostkuba (s. Abb. 2). Die Authentität dieser Verbindungen wird auch noch durch die Tatsache bekräftigt, daß wir innerhalb der Lebermoose nicht nur auf dem Niveau der Familie oder der Gattungen, sondern auch auf dem der Arten solche finden, die von periafroamerikanischer Verbreitung sind.

Die zweite Periode können wir Landbrückenphase nennen, die vom Ausgang des Eozän bis zum Ende des Pliozän dauert. Am Anfang des Obligozän beginnt der große allgemeine Erhebungsprozeß der Karibischen Tafel, infolgedessen die Antillen zuerst durch die Yukatan- und Hondurashalbinseln, sodann später infolge der Erhebung der Kleinen Antillen durch mehrere Landbrücken mit dem südamerikanischen Kontinent in Verbindung getreten sind. Diese Periode ist das Zeitalter der wichtigsten Florenmigrationen, da die allgemeine Erhebung nicht nur die Migrationslinien geschaffen, sondern auch zur Ansiedlung der eindringenden Vegetation neue Flächen von großer Ausdehnung dargeboten hat.

Ein besonders bedeutendes Moment ist vom Gesichtspunkt der Florenentwicklung der Antillen, daß es im überwiegenden Teil dieser Migrationszeit ein trockenes subtropisches Klima, nicht nur im Großteil der gegenwärtigen Zone, sondern auch in der warmen gemäßigten Zone vorherrscht. Neuerdings wird diese außerordentlich breite Ausbildung der subtropischen Zone auch mit der vorübergehenden Ausbildung des — dem Ring des Saturnus ähnlichen — Erdringes erklärt, zu der es im mittleren Miozän gekommen ist. Nach den Forschungen von AXELROD (1976) fällt auf diese Zeitperiode die Entwicklung der großen sklerophyllen, immergrünen Strauch- und Waldvegetation der nördlichen Hemisphäre, die an der nördlichen Küste des ganzen Thetys-Meeres einen dominanten Gürtel ausgebildet hat. Diesen Gürtel bildeten die Elemente der sog. Madro-Thetyschen Flora. Die Analyse der Flora der Antillen macht es offensichtlich, daß die Madro-Thetysche Flora auch noch einen bisher nicht untersuchten südlichen Flügel gehabt haben mußte.

Dies beweist einerseits die Tatsache, daß in der Flora der Antillen die sklerophyllen Elemente eine sehr große Rolle spielen. Zum Beispiel sind 75 % der endemischen Arten von Kuba (2265 Arten) Micro- und Nanophanerophyten, ferner 86 % davon micro-, nano- und leptophylle Arten. Aller Wahrscheinlichkeit nach sind Arten von *Pinus, Juniperus, Quercus, Vaccinium* und verschiedener Ericaceae, ferner die Gattungen *Buxus, Ilex, Zizyphus, Eugenia* und *Psidium,* die auf den Antillen ein sekundäres Entwicklungszentrum haben, als Elemente der Madro-Thetyschen Flora zu betrachten.

Der Südflügel der Madro-Thetyschen Flora hat zugleich auch seine eigenartigen Charakterzüge, namentlich, daß zur selben Zeit auch neotropische Elemente in großer Zahl in die Antillen eingewandert sind, um dort — sich mit den nördlichen Elementen vermengend — eine sklerophylle Flora von eigenartiger Zusammensetzung zustande zu bringen. Als Beweis dieses Prozesses ist die Tatsache zu betrachten, daß die verschiedensten neotropischen Familien oder Gattungen, die die dünnblättrigen, macro- und mesophyllen Arten der Kontinente vertreten, auch auf den Antillen durch sklerophylle, kleinblättrige, oft dornige, stark behaarte Blätter aufweisende Gattungen oder Sektionen vertreten sind (z.B. Rubiaceae, Theaceae, Solanaceae, Melastomataceae usw.).

Die dritte Periode können wir Inselwelt-Phase nennen, die auf den verschiedenen Inseln der Antillen in abweichenden Zeiten eingetreten ist: in Kuba schon zum Ausgang der Miozänzeit, als es sich durch den Einriß des Bartlett-Grabens von Jamaica und Hispaniola getrennt hat. Am längsten blieb die Verbindung von Jamaica mit dem Festland aufrechterhalten,

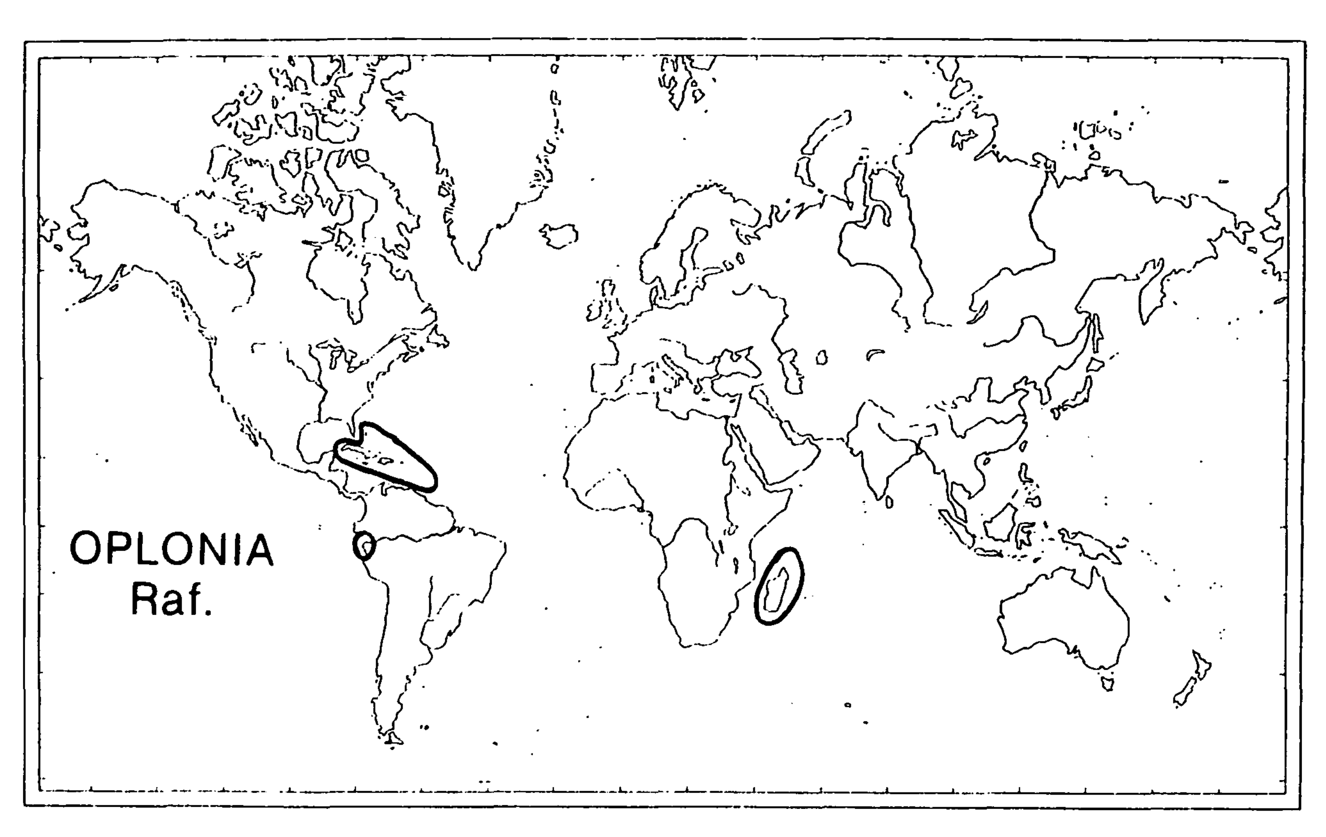


Abb. 1: Die Verbreitung der peri-afroamerikanischen Gattung *Oplonia* RAF. (*Acanthaceae*).

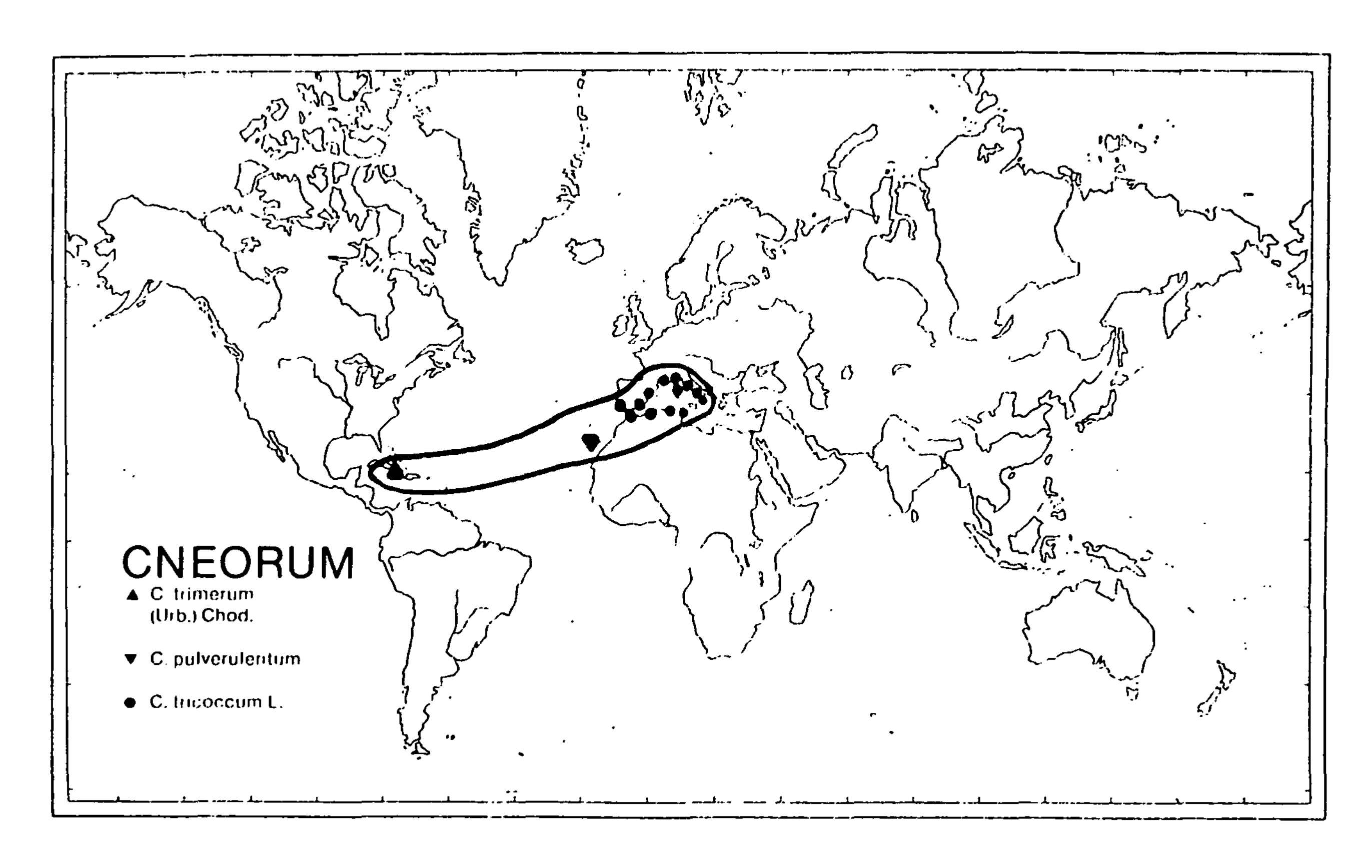


Abb. 2: Die Verbreitung der perithetyschen Gattung *Cneorum* (*Cneoreaceae*).

was in der Zusammensetzung der Flora klar zu erkennen ist. Für dieses Zeitalter sind die ökologische Spezialisation der voneinander isolierten Inselfloren sowie die damit im Zusammenhang stehenden inneren Migrationen sowie die Entwicklung der Mannigfaltigkeit der endemischen Sippen charakteristisch. An der Entstehung der endemischen Floren dürften mehrere verschiedene Faktoren eine bedeutende Rolle gespielt haben, wie äußere und innere Isolierung. Darunter ist zu verstehen, daß sich nicht nur die Flora der heutigen Inseln mehr oder weniger selbständig entwickelt hat, sondern daß auch die heutigen Inseln sich bis zum Ausgang des Pliozäns aus mehreren größeren und zahlreichen kleinen Inseln zusammengesetzt haben. Deshalb setzt sich die Flora der einzelnen Inseln aus mehreren selbständigen kleinen Floren zusammen. Eine bezeichnende Angabe hierfür ist, daß in der Flora von Kuba die pankubanisch endemischen, d.h. auf der ganzen Insel verbreiteten Arten nur 5,8 % ausmachen, die lokalen und regionalen endemischen Arten der verschiedenen Florendistrikte aber 38 % (s. Tabelle 2).

AREALTYPEN-ANALYSE DER FLORA VON KUBA
AUF DER BASIS VON 6350 PHANEROGAMEN-ARTEN

	Artenzahl	Prozent
I. Endemische Elemente		
Lokale und regionale endemische Arten		
Pinar del Rio — Isla de Pinos	507	8,0
Zentral-Kuba	243	4,0
Massive und Küsten von Ost-Kuba	1653	26,0
Endemische Arten mit größeren Arealen		
West-Kubanische	183	2,9
Ost-Kubanische	191	3,0
Pankubanische	376	5,8
Alle endemischen Arten:	**3153**	**49,7**
II. Karibische Elemente		
Makroantillische	506	8,0
Antillische	153	2,4
West-Indische	145	2,3
Ost-Karibische	277	4,4
Nord-Karibische	130	2,0
Süd-Karibische	106	1,7
Pankaribische	304	4,8
Gesamtzahl der Karibischen Elemente	**1621**	**25,5**
III. Tropische Elemente mit größeren Arealen		
Ost-neotropische Elemente	150	2,5
Neotropische Elemente	708	11,1
Pantropische Elemente	221	3,4
Gesamt:	**1079**	**16,9**
IV. Extratropische Elemente	**121**	**1,9**
V. Adventive Elemente	**376**	**5,8**
Insgesamt:	**6350**	**100,0**

Tabelle 2

In dieser Entwicklungsphase der Floren ist das geologische Mosaik gleichfalls ein wichtiger Faktor, also die große Mannigfaltigkeit der Böden, bedingt durch verschiedene Grundgesteine. Diese Gegebenheit dürfte mit dem vorangehenden Faktor zusammen eine sehr große Zahl der in verschiedenen Richtungen adaptierten Populationen von kleiner Ausdehnung zustande gebracht haben, die durch die genetische Drift Ausgangspunkte der Artenentwicklung gewesen sein konnten. Die genetische Verschiebung als artenbildender Prozeß dürfte von der eigenartigen Tatsache gefördert worden sein, daß es in der Flora der Antillen auffallend viele sehr kleinblütige Pflanzenarten gibt. Diese Kleinblütigkeit ist im Gegensatz zu den im allgemeinen viele prächtige große Blüten aufweisenden tropischen Floren eine beachtenswerte Eigenartigkeit der Flora der Antillen. Auf die Bestäubung dieser sehr kleinen Blüten hat sich eine endemische Insektenfauna von mikroskopischer Größe spezialisiert. Diese aus kleinen Insekten bestehenden Populationen sind meist nicht fähig, in größere Entfernungen zu fliegen, infolgedessen es auch selbst zwischen verhältnismäßig nahen Populationen nicht zum Genaustausch kommen konnte. Dieser Umstand trug in hohem Maße zur genetischen Isolierung der verschobenen Populationen und zur Entstehung der zahlreichen vikariierenden endemischen Arten bei. Dies kann die Erklärung der auffallenden Erscheinung sein, daß in je einem Inselgebirge der Antillen mehrere Dutzend endemische Arten der durch ein bis zwei weitverbreiteten Arten des amerikanischen Kontinents vertretenen Gattungen zu finden sind.

Die Flora der tropischen humiden Vegetationstypen, der Flachland- und submontanen Regenwälder, der immergrünen Saisonwälder ist auf den Antillen verhältnismäßig sehr jung und hat wenige endemische Arten. Ihre größere Ausbreitung kann wahrscheinlich nur am Ende des Pliozäns und auf die mit den pleistozänen Glazialen synchronischen pluvialen Perioden stattgefunden haben. Im Laufe des Pleistozäns hat sich die tertiäre Madro-Thetysche Flora in großem Maße zurückgezogen und dieser Prozeß hält auch gegenwärtig noch an. Die von der tertiären sklerophyllen Flora gebildeten, einst sehr verbreiteten Trockengebüsche, tropische Trockenbuschwälder und Trockenwälder, Kiefernwälder, befinden sich heutzutage auf den Abhängen und Felswänden der Serpentin- und Kegelkarstgebirge in einer Reliktlage. So kommen z.B. die etwa 40 % ausmachenden sklerophyllen endemischen Arten der Flora von Kuba bloß in nicht ganz 20 % des Areals der Insel vor. Aus dieser Lage der Flora folgt logischerweise, daß die Inselflora der Antillen in großem Maße in gefährdetem Zustand ist. Die über die gefährdeten Pflanzenarten der Flora von Kuba zusammengestellte Liste umfaßt etwa 1000 Pflanzenarten, das sind 16,5 % der Phanerogamen und etwa 30 % der endemischen Arten.

Heute, wo wir die Entwicklungsgeschichte der Pflanzen- und Tierwelt der Erde im Spiegel der Kontinentalverschiebungstheorie untersuchen, müssen wir ernst daran denken, daß selbst die drastischsten geologischen Kataklismen die Regenerationsfähigkeit der Lebewelt der Erde nicht so stark gefährdet haben, wie die erbarmungslose Verbreitung der Zivilisation unseres Zeitalters.

Anschrift des Verfassers:
Univ.-Doz. Dr. A. Borhidi
Forschungsinstitut für Botanik
der Ungarischen Akademie der Wissenschaft
H-2163 Vácrátót